第 14 卷 第 3 期　　昆 虫 学 报　　Vol. 14, No. 3
1965 年 5 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　May, 1965

东亚飞蝗生殖的研究：咽側体的作用*

郭　郛
（中国科学院动物研究所）

摘要　本文报导了东亚飞蝗生殖活动和內分泌器官之——咽侧体的关系。从解剖组织学上观察到咽侧体体积增长，并表现出一定的细胞学变化；在雌蝗成虫中，咽侧体特别表现有周期性分泌活动。雌雄飞蝗羽化后 1—2 日內将咽侧体摘去，对雌雄成虫初期交配活动影响不大；但去咽侧体雄蝗到了后期交配次数较少，而去咽侧体雌蝗卵巢始终不能发育。如果将咽侧体植入正常交配雌蝗或人为孤雌生殖雌蝗体內，则缩短产卵前期并增加产卵量。摘去咽侧体的雌蝗又植入咽侧体，或割断咽侧体的神经连系，对雌蝗卵巢发育并无影响，并照常产下卵块。由此证明咽侧体是控制飞蝗卵巢发育的內分泌中心之一。

一、前　　言

昆虫內分泌系統中某些器官如心側体、咽側体等，虽早在 1829 年左右为 Heymons、Müller 等人发現，但直到本世紀的三十年代，才被証明它們与变态、生殖等有非常密切的关系。

根据 Wigglesworth (1950) 的意見，昆虫的內分泌器官現已証实的有：1. 神經分泌細胞，2. 心側体-咽側体系統，3. 胸腺等。高等双翅目的环状腺系——复合性內分泌器官，根据 Bodenstein (1953) 等人的研究，証明环状腺包括了心側体、咽側体、胸腺的結构和功能。

关于咽側体影响昆虫的生殖，已由 Wigglesworth (1936) 等在各目中証实。

作者在过去数年內研究了东亚飞蝗生殖腺的发育、成熟与咽側体的关系，特别注意了摘除及植入咽側体对卵巢发育与产卵的影响。結果整理于下。

二、材料与方法

东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* 系在 5—10 月飼养在北京本所附近空地上，用 40 × 40 × 60 厘米长方形鉄紗籠，每籠养 50 头，飼料植物是玉米。有时在室內飼养一部分材料。

咽側体摘除手术大体上与 Pfeiffer (1939) 所用方法相同。将羽化后 2—3 天內飞蝗成虫在乙醚麻醉器內停留 5—10 分鐘，手术位置用 1/1000 $HgCl_2$ 消毒。用一橡皮筋牢縛飞蝗頸部在一长方形木板上，以防手术操作时体液过多流失，并固着身体不易移动。用細解剖剪在头頂上剪下一小三角形骨片，用解剖鑷子輕輕将浮在手术口的气囊摘去，再用干燥棉花球将体液吸干。然后小心地用細鑷摘出咽側体，不要損害附近其它組織。手术完成后，仍将三角骨片放在原来位置上，四周用石蜡封固。

植入咽側体的方法是在飞蝗腹部 5—6 节側面剪开一口，将取出的咽側体納入体內，

* 本试验主要在 1955—1958 年中进行，承欽俊德先生指导并阅读、修改文稿，并承王林瑶、曹守珍、王衙、崔云琦等同志拍摄照片或绘图，在此谨致谢意。

或取出后放在 Belâr 溶液中再納入体內,用石蜡封固。

所用移植器具均經高压高温消毒。

內分泌器官及生殖腺的組織观察,用 Bouin、Carnoy 或 10% 甲醛固定,用石蜡切片法切片。切片厚度是 6 微米,用苏木精、伊紅染色。

計算咽側体体积方法是: 先用測微尺測出咽側体的长径和短径, 依計算椭圓体积 $V=\frac{3}{4}ab^2\pi$ 方法,求出新鮮咽側体体积。

三、实驗結果

我們先观察了咽側体大小和組織学变化以及它与正常飞蝗生殖活动的关系, 进一步了解摘除咽側体后雌雄性活动以及內生殖器官的变化, 最后比較了植入咽側体后雌蝗虫的生殖活动。

(一) 飞蝗生殖活动与咽側体的变化

东亚飞蝗咽側体的位置、外形及組織构造,均見于作者的前一报告(1958)。它是位于头部咽喉食道附近的一对椭圓形腺体,在成虫期直径可达 400 微米左右。

在正常飼养条件下,东亚飞蝗羽化后不久,卽进入生殖活动阶段, 雌雄蝗虫的性活动稍有不同。

雄蝗的性活动开始較雌蝗稍为早一些。羽化后 5 天的雄蝗,翅和体壁逐漸硬化,能作小规模振翅或飞翔,身体各部漸有黃色出現。羽化后一星期左右卽可以抱持雌蝗,并表現交配的动作。雄蝗体重在羽化后稍有增加, 但缺少明显的升降变化。雄蝗咽側体在羽化后表現特别活动,咽側体体积增长迅速; 从組織学上观察到, 細胞核及細胞质均有明显的变化,咽側体中并含有从脑神經分泌細胞而来的染色顆粒(郭郛,1958)。

雌蝗在羽化 6、7 天后才达到性成熟阶段, 此时方能和雄蝗正常交配。从体重变化看来, 雌蝗体重增加范围較大, 交配以后体重增长特别迅速。雌蝗卵巢內第一粒卵母細胞(末端卵母細胞)变化最为显著,羽化 7、8 天左右雌蝗第一粒卵母細胞长約 1.0—1.4 毫米,卵內只有极少量卵黃,卵粒乳白色带黃;当雌雄交配后,卵母細胞內卵黃迅速大量沉积,羽化 15 天左右雌蝗的第一粒卵母細胞长达 6.0 毫米左右, 卵粒亮黃色, 不久卽可产卵。产卵后 4—5 日又进行第二次产卵, 以后每隔 4—5 天产卵一次。雌蝗成虫的咽側体表現出特别的活动,从体积变化方面看来,咽側体似有升降变化的周期性活动 (图 1); 从組織学上看来,其变化特征更为显著,分泌活动特别明显 (图 6), 关于咽側体变化情况已在前一报告(郭郛,1958)中介紹。

如果在生殖期間雌蝗得不到交配的机会, 卵母細胞生长异常緩慢, 在羽化后 30 天未交配的雌蝗中,卵粒不过 2 毫米长, 体重增加也比較慢, 咽側体活动变化也不及正常的明显。

从飞蝗生殖活动与咽側体变化特性看来,两者的关系是非常密切的。

(二) 摘除咽側体后的影响

为了測定咽側体激素对生殖的作用,观察了雌雄蝗摘去咽側体后有无交配的性行为、生殖腺及性附腺的发育状况、体重增长和脂肪体的变化,以及雌蝗能否产下卵块等。

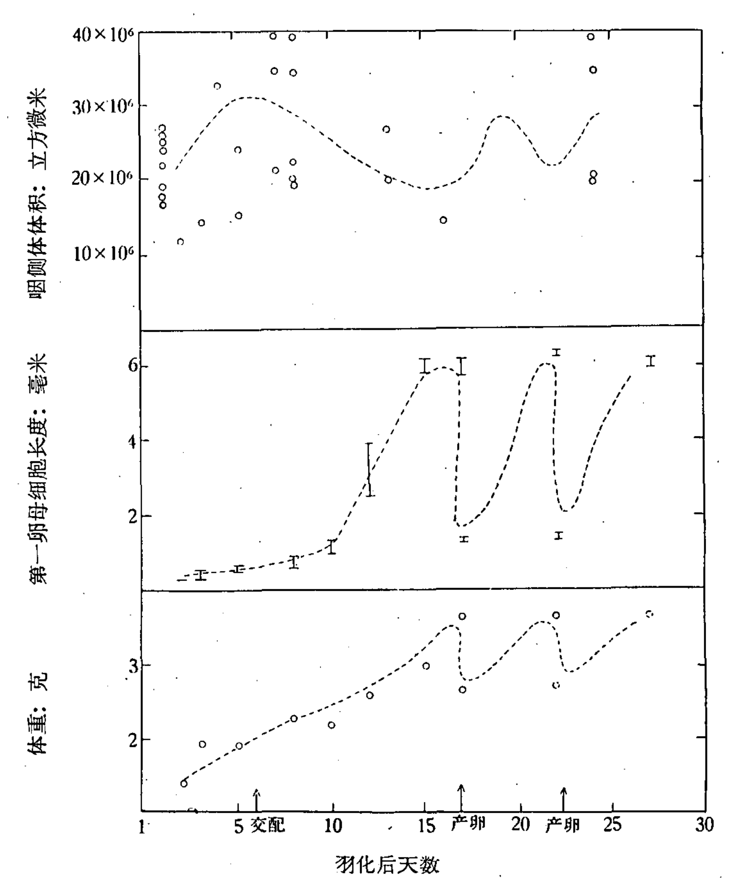


图 1　东亚飞蝗雌蝗体重、第一卵母细胞(末端卵母细胞)长度、咽側体体积增长的关系曲线图解

1. 雌雄蝗交配性行为的观察　东亚飞蝗的性成熟，在雌雄性方面稍有不同，同时羽化的两性蝗虫，雄蝗往往比雌蝗早一、二日成熟，卽表現有交配的要求，但須待雌蝗成熟后方开始交配。为了查明控制蝗虫交配的因子为何，咽側体所分泌激素对交配有无影响，故将雌雄飞蝗分別試驗。雌蝗摘除咽側体，生活 5—6 日后，籠內再放入同等数目、羽化日期接近的正常雄蝗；手术后的雄蝗，待創伤恢复后，放入同数同年龄的雌蝗；另外将乙醚处理过的、摘除头內气泡的、以及正常的作为对照試驗，現将数年結果列表如下。

表 1　摘除咽側体后交配情况

类　别	累计试验个数	交配状况
正常♂×摘去咽側体♀	120	+
正常♀×摘去咽側体♂	70	+
正常♂×乙醚麻醉　♀	50	+
正常♀×乙醚麻醉　♂	50	+
正常♂×摘去气泡　♀	50	+
正常♀×摘去气泡　♂	50	+
正常♀×正常　♂	100	+

(+)交配。

从数年試驗結果来看，証明在羽化后摘除咽側体的雌雄性飞蝗，均有交配的行为。只

在观察过程中发現老熟后期去咽側体的雄蝗交配次数較少，有的隔 5—6 日方交配一次，而同时正常老熟后期的雄蝗，每日均进行交配。老熟后期的去咽側体雌蝗，每日与正常雄蝗交配，幷无特异現象。摘去咽側体的飞蝗在体色方面，带暗黄色，不似正常蝗虫有鮮明橘黄的体色。

2. 去咽側体雄蝗与正常雌蝗交配对性比的影响 試驗証明正常雄蝗羽化后有成熟精子出現。与正常雄蝗交配的雌蝗产卵孵化幼蝻性比接近 1:1，雄蝻稍多于雌蝻。摘除雄蝗咽側体后，与正常雌蝗照常交配，經多次試驗証明，与手术后雄蝗交配的雌蝗的产卵前期、产卵間隔、产卵块数等与正常对照无大差异。摘除咽側体雄蝗睾丸內經涂片检查，同样有成熟精子。种种結果証明，雄蝗成虫摘去咽側体后，对授精及雌蝗产卵无显著影响。但在检查孵出幼蝻雌雄性比方面，发現孵出雌蝻稍多于雄蝻，这是与正常的稍有不同的地方。結果列表如下。

表 2 正常雌蝗与去咽側体雄蝗交配后所产卵块中孵出幼蝻的性比

类 别	对 数	检查卵块数	检查卵粒数	孵出幼蝻		性 比
				♀	♂	♀:♂
去咽側体雄蝗×正常雌蝗	10	10	337	169	138	1:0.8
正常雄蝗×正常雌蝗	10	50	3500	1020	1058	1:1.04
孤雌生殖	5个	—	309	9	0	1:0

从这一結果看来，孵出幼蝻数雌多于雄，与正常的性比稍异，但还与孤雌生殖的全为雌蝗是不同的。

雄蝗性附腺在羽化后数日內方长大成熟，如在羽化后摘除雄蝗咽側体，雄蝗附腺似遭受一定阻碍，外形較正常发育的稍小，直到老死，均保持如此(图 2)。



图 2 去咽側体雄蝗性附腺和正常雄蝗性附腺的比較
1. 正常雄蝗的性附腺，羽化后 25 天；
2. 刚羽化雄蝗的性附腺；
3. 去咽側体雄蝗的性附腺，羽化后 25 天



图 3 去咽側体雌蝗卵巢和正常雌蝗卵巢的发育比較
1. 正常雌蝗卵巢，羽化后 25 天；
2. 刚羽化的雌蝗卵巢；
3. 去咽側体雌蝗的卵巢，羽化后 25 天，手术后 23 天

3. 摘去雌蝗咽側体对卵巢发育的影响 羽化初期的卵巢呈乳白色、外形較小，第一卵母細胞(末端卵母細胞)逐漸发育，卵黄开始积聚，卵巢逐漸变为黄色。到了产卵期，第一

卵母細胞发育成橘黄色，长达 6 毫米。以后迅卽产卵。将羽化 1—2 日內的雌蝗摘除咽側体后，虽与正常雄蝗照样交配，但非常令人惊异的，手术后的雌蝗直到老死，不能产出卵块，解剖手术后生活若干时日的雌蝗，均观察到卵巢始終呈現乳白色（图 3），第一卵母細胞始終保持在 0.8—1 毫米左右，并不随年龄增加而向前发育。第一卵母細胞本身顏色乳白色，无卵黄沉积現象。而卵巢为大量肥厚的脂肪体所包裹。两年內試驗了近 100 头的雌蝗，去咽側体后均不能产卵。故每隔若干时日后，测定去咽側体而交配雌蝗第一卵母細胞的长度与正常对照比較，結果如图 4 。

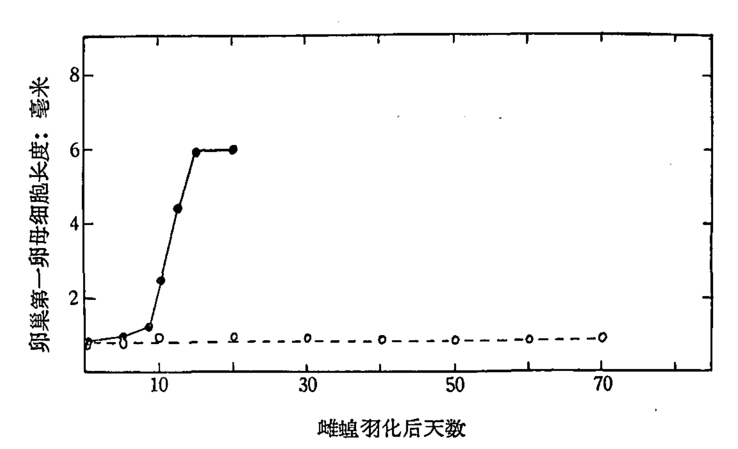


图 4　去咽側体雌蝗的卵母细胞和正常雌蝗的卵母细胞长度的比较。注意正常雌蝗在羽化后 15 天卵母细胞长达 6 毫米左右，而去咽側体的卵母细胞始终停留在 1 毫米左右

●——● 正常成虫；○——○ 去咽側体成虫。

在卵巢的組織切片上，已观察到羽化后 7 天正常的卵母細胞有卵黄积聚，卵泡細胞十分活跃，卵母細胞下端的卵管塞細胞及卵泡細胞向两旁分开，輸卵管細胞及胶囊腺細胞分泌大量物質，充塞輸卵管腔內（图 7）。年龄愈大，上述許多細胞活动更显，一直到 15 天后，卵母細胞长达 6 毫米而成为成熟卵，准备产出。

在摘除咽側体后，卵母細胞不向前发育，停留在卵黄积聚的前期。側輸卵管細胞及胶囊腺細胞皆停止活动，以致輸卵管腔中无分泌物質。在手术后 16 天、25 天、45 天，卵巢的切片上均表示上述状态（图 7）。

在正常的与去咽側体雌蝗卵巢內的卵母細胞均表現有退化現象。先是包围卵母細胞的卵泡細胞間結构松散，有游离細胞出現，向卵母細胞中央侵入，卵母細胞的細胞質亦呈解离状态。

雌蝗受精囊系椭圓形，下接螺旋的曲管，附着于总輸卵管的基部，在雌蝗交配、卵巢发育后，外表形状有一定程度的增大；但去咽側体雌蝗的受精囊，形状瘦小，似刚羽化不久的情况，显示出不能发育的状态。

从上述观察証明，雌蝗羽化后 2—3 日內摘去咽側体，卵巢发育遭受到阻碍，卵母細胞不能长大，始終保留在卵黄积聚的前期，雌蝗整个一生，不論交配与否，不能产出卵块（图 3、7）。

4. 摘除咽側体对成虫体重的影响　正常情况下羽化的雌蝗，新鮮体重約为 1 克左右，

随后体重逐渐增长，到了产卵期，体重可达 2.2—3.5 克左右。产卵后体重下降，隔三、四日后体重又恢复原来的重量，随即产卵。雌蝗体重如此循环升降，直到老死。雄蝗成虫体重的增长不及雌蝗的显著。羽化后雄蝗的新鲜体重約为 0.8 克左右，交配期可增加到 1.1—2.2 克，但以后直到老死无升降現象。

在摘去咽側体雄蝗的新鲜体重，同正常的雄蝗非常接近，体重也同样能增长到 1—2 克左右后，即始終保持如此。去咽側体的雌蝗新鲜体重亦有明显变化，随年龄增大而体重上升，但幷未观察到体重有下降情况。体重比較列图 5。

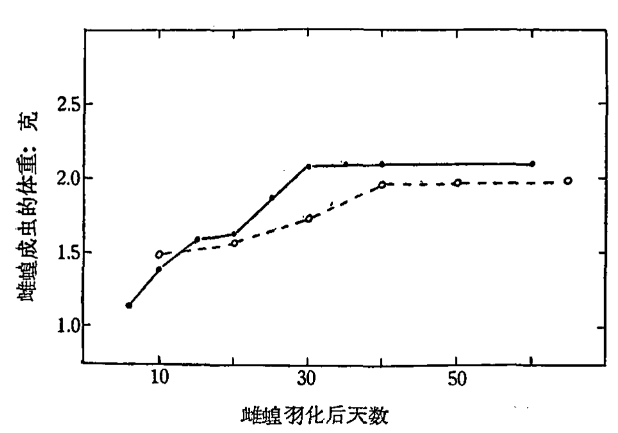


图 5 去咽側体雌蝗和正常雌蝗新鲜体重的比较
●——● 正常雌蝗； ○----○ 去咽側体雌蝗。

从图中所記录結果来看，去咽側体雌蝗新鮮体重照常增加，但不及正常对照的迅速。幷且体重增加后，无下降情况发生。

去咽側体雌蝗体重継續不断地增加，与体內脂肪体的变化有密切关系。正常雌蝗脂肪体在羽化后也表現出一定程度的增大；但卵巢开始发育后，脂肪体随之而变"薄"。在雌蝗去咽側体后，脂肪体継續增长，幷无下降变"薄"情况发生。故到生活后期，脂肪体丰滿肥厚，充塞了腹部体腔，包围了整个卵巢。解剖去咽側体雌蝗时，一定要拨开脂肪体，方能看到卵巢。在外表看来，脂肪体显示出过分增大現象。在組織切片上，同样可以看出脂肪体細胞过分长大，細胞质及細胞核均呈現特殊的构形。Pfeiffer（1945）、Thomsen（1952）、Bodenstein（1953）等皆研究了去咽側体（或去势、去心側体等）脂肪体的外表变化，它們大都依外表情况分成几个人为的等級，特别由于脂肪体本身組織呈不定形的网状，同一組織又有厚薄不一致的現象，所以这一种人为分类标准幷不是很准确的。但仍不失为一个判别脂肪体的方法。如以"+"符号代表羽化后雌蝗脂肪体的級数，到了交配期脂肪体增到 +++ 級。产卵时又下降到 ++ 与 + 之間。但去咽側体雌蝗脂肪体在生活 20 天后，仍保留在 +++ 与 ++++ 之間，到了生活的后期（如生活 40 天以后）脂肪体的級数可增大到 +++++ 級。直到老死，幷无特殊变化。脂肪体在去咽側体的雌蝗体中似为一儲蓄物质的中心。去势后儲蓄物质的中心已轉到体液。去势又去咽側

表 3 去咽側体雌蝗成虫的寿命

年 份	类 别	羽化后天数 21—25	26—30	31—35	35—40	41—50	51—60	61—70	71—80	81—90
1955	去咽側体	1	4	—	3	2	—	1	—	—
	正 常	—	3	5	8	10	4	2	—	—
1956	去咽側体	—	1	6	2	3	—	2	1	1
	正 常	—	4	7	10	9	2	—	—	—

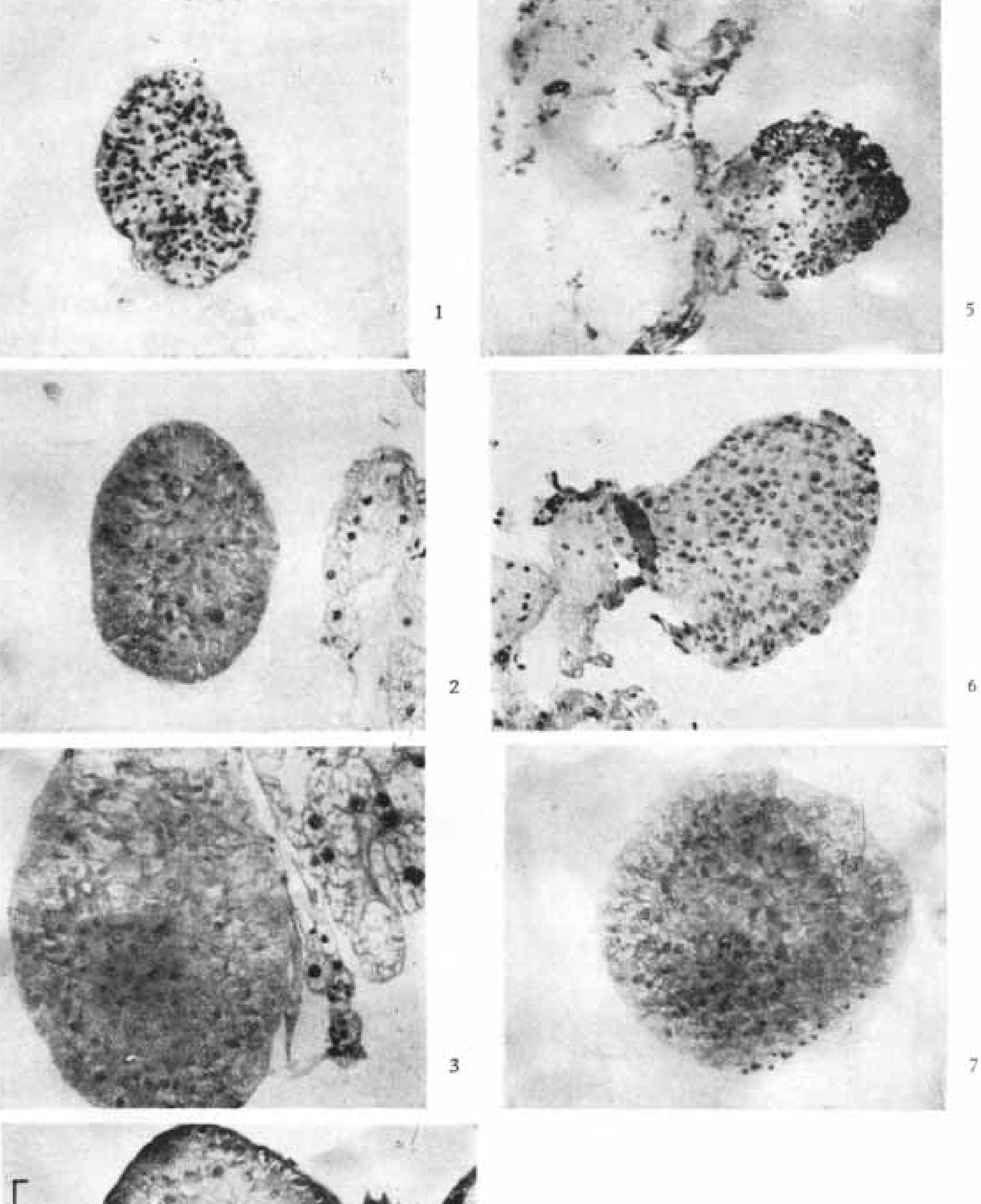
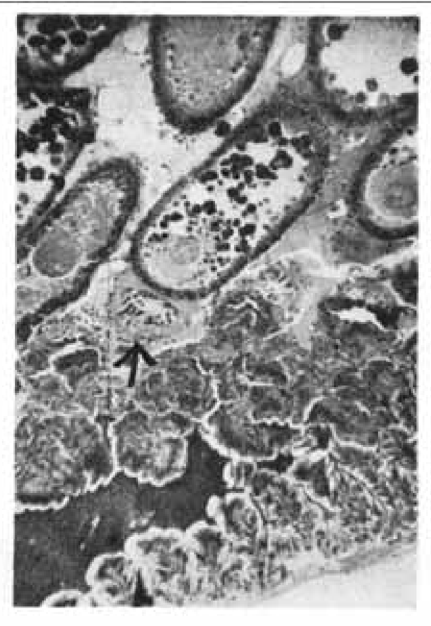


图 6　雌雄飞蝗成虫咽侧体大小的变化

1. 羽化 1 天雌；
2. 羽化 10 天雌；
3. 羽化 15 天雌；
4. 羽化 57 天雌；
5. 羽化 1 天雄；
6. 羽化 5 天雄；
7. 羽化 10 天雄。

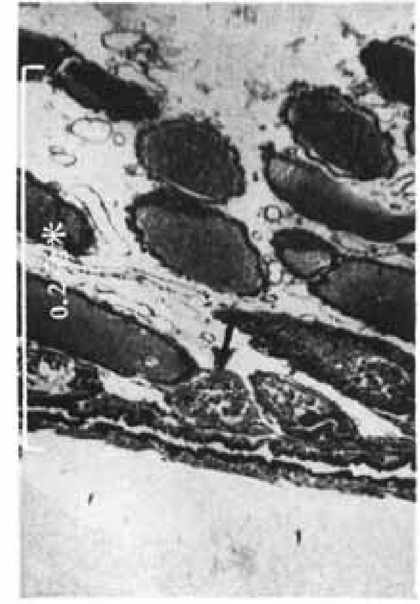


1





2



3

图 7　正常雌蝗与去咽側体雌蝗卵巢发育的比較
1. 正常羽化 5 天雌蝗卵巢卵母细胞生長情况；
2. 羽化后 25 天正常交配产卵雌蝗的卵巢，已经产过了卵；卵母细胞内积累大量脂肪颗粒；粘液腺中有大量分泌物；
3. 去咽側体羽化后 25 天雌蝗卵巢，卵母细胞不发育；粘液腺中无分泌物

体的雌蝗脂肪体又轉肥厚。这方面的問題可参考以前的討論（郭郛，1959）。

5. 摘去雌蝗咽側体对成虫寿命的影响　按照过去数年內飼养飞蝗成虫寿命的記录中，飞蝗羽化后至死亡之日止，最长可生活 80 天，最短数天內即夭亡，平均成虫寿命可达 40—50 天。在摘去咽側体的雌蝗，最长的一个雌蝗生活了 90 天，表 3 是記录了 27 个雌蝗的成虫寿命。从两年的結果来看，成虫期去咽側体雌蝗的寿命，并不比正常的雌蝗寿命短，在个别情况看来，寿命还相当长。

（三）植入咽側体对生殖的影响

前面已經叙述摘去咽側体对交配、卵巢发育等結果，証明东亚飞蝗咽側体所分泌激素

对雌蝗生殖方面起重要的作用。下面将着重討論正常雌蝗被植入咽側体后对产卵数量、产卵前期等有无明显的影响。

1. 对产卵前期的影响　东亚飞蝗正常交配的雌蝗，自羽化后 15—20 天卽可产出卵块。所以它的产卵前期就是 15—20 天。但不經过交配而产卵的雌蝗，产卵前期相当长，一般皆在 35—50 天。从組織构造証明咽側体細胞在生殖期分泌活动极为明显，从咽側体摘去試驗中証明咽側体所分泌激素能影响卵巢发育成熟。所以将咽側体植入孤雌生殖的雌蝗体內，不經过交配或其它刺激，观察再增加咽側体是否可以縮短孤雌生殖的产卵前期。下列試驗分两步进行，一組以羽化 2—3 日內雌、雄蝗的咽側体植入羽化 2—3 日的雌蝗，另一組以羽化 7—8 日已进入交配期的雌、雄蝗的咽側体植入羽化 2—3 日的雌蝗，两組同时进行，并以孤雌生殖为对照，每个雌蝗皆植入 2 个咽側体。飼料植物皆是玉米。

表 4　植入咽側体对孤雌生殖雌蝗产卵前期的影响

类　　别	个　　数	植入咽側体　数	最早产卵前　期	最迟产卵前　期	平均产卵前　期	咽側体来源
孤雌植側	15	2	15	24	20	羽化 2—3 日♀、♂蝗
孤雌植側	19	2	15	25	18	羽化 7—8 日♀、♂蝗
孤　　雌	12	—	30	48	39	—
正常交配	10♀+10♂	—	18	28	20	—
植側交配	15♀+10♂	2	15	24	18	羽化 2—3 日♀、♂蝗

从上面結果来看，証明孤雌植側的产卵前期縮短，同正常的产卵前期非常接近。如果植入的咽側体已到交配期（卽細胞分泌活动的旺盛期），产卵前期表現出更加縮短。植入咽側体后再有交配的活动雌蝗，产卵前期更足以引起注意。

2. 植入咽側体对产卵数量的影响　产卵数量是包括产卵块数及产卵粒数。东亚飞蝗移去咽側体卵巢不发育，不能产卵。下面試驗是用准备进行交配的雌蝗植入 2 个咽側体，植入的咽側体是来自羽化 1—2 日的雌蝗。并以正常交配及去咽側体、去头頂气泡而交配的为对照。隔若干时日检查卵块数及卵粒数。

表 5　植入咽側体后正常交配雌蝗的产卵数

类　　别	雌、雄　数	平均卵块数	平均卵粒数
植側交配	20♀+20♂	7	63
正常交配	20♀+20♂	4	58
去气泡交配	20♀+20♂	3.3	55(17块平均)
去咽側体交配	20♀+20♂	0	0

从这一試驗可以看出，植入咽側体的正常交配雌蝗比对照的平均产卵块数增加几近一倍。

（四）摘除咽側体的一部分以及割断咽側体神經的影响

1. 摘除部分咽側体的影响　咽側体系包围在一层纖薄的結締組織中。如在摘除时，只将咽側体的一部分移出；或因摘除咽側体未完全去淨，以致体內保留了一点殘余部分。在这两种情况下，雌蝗仍能产出卵块，但产卵前期大为延迟。下表列出試驗的結果。除記录产卵日期外，并将产卵后雌蝗解剖，观察咽側体的情况与卵巢及附腺的发育状态。

表 6 摘除部分咽側体后的产卵情况

羽化日期	去咽側体日期	产卵日期	产卵前期	个 数	检 查 结 果
1956年7月9日	7月10日	8月15日	35 天	2♀	右侧有残留咽側体
7月8日	7月8日	8月2日	24 天	1♀	右側未去尽，咽側体形状不规则，內有许多不平突起，约 256×320 微米
7月8日	7月9日	8月1日	24 天	1♀	8月7日解剖，卵巢发育完好，咽側体有一点残余，已长大
7月1日	7月4日	8月1日	26 天	1♀	同 上
7月1日	7月4日	8月4日	30 天	1♀	8月13日解剖，有一咽側体未取尽，但未产卵，第一卵母细胞长 3 毫米

这些结果皆足以証明，只要咽側体有一点痕迹存在，卵巢及附腺均继續发育成熟，并产出卵块。至于产卵前期的增长，可能与体內激素量有一定的关系。

2. 切断咽側体神經的影响 咽側体主要由咽側体神經（Corporis allati nervi）分布其中。 如将咽側体神經割断，而不将咽側体取出，仍保留在原位（或者依原来摘除咽側体方法，将咽側体取出，离开身体后，又随卽植入原处）。經此种处理后的雌蝗，交配习性、产卵情况与正常的均无特殊的区别。下表系在 1956 年的一組試驗結果。

表 7 摘除咽側体后又植入原位的雌蝗产卵数

类 别	个 数	平均产卵块数	备 注
割断咽側体神经	10♀(×10♂)	3.5	手术死亡 4 个雌蝗除外
对 照	10♀(×10♂)	4	

东亚飞蝗咽側体神經上接心側体，在組織学上观察到大量神經分泌物沿咽側体神經而进入咽側体（郭郛，1958），这一事实可以初步証明激动咽側体的激素可以由神經传入；但在割断咽側体神經的試驗中，咽側体似可以接受由体液传来的脑激素，而活化本身的激素。另外还可說明咽側体激素是不經过神經而传送到其他組織中，咽側体是控制飞蝗卵巢发育的主要內分泌中心之一。

四、討 論

1. 半变态类昆虫卵巢的发育受咽側体激素的控制，已有許多实驗証明（Bodenstein 1953、Scharrer 1953、Wigglesworth 1954、1957 的綜合評論）。作者在过去数年內从事东亚飞蝗咽側体激素对生殖作用的研究。在組織学上观察到飞蝗成虫咽側体腺細胞有明显的分泌活动，而这些分泌活动在时間上是与飞蝗的交配、产卵等生殖活动非常适应。故作者怀疑东亚飞蝗生殖活动以及生殖腺的发育是否会受咽側体激素的控制。在正常情况下东亚飞蝗成虫羽化后 7—10 天开始交配；交配后 7—10 天，雌蝗卽开始产卵。故在成虫羽化后 2—3 日內，将咽側体摘去，但到了交配期，发現手术后雌雄飞蝗皆照常交配，但到了交配后期，去咽側体雄蝗交配活动有所降低；老熟去咽側体雌蝗并不表現这一現象，可能受了正常雄蝗強迫交配所致。这說明了雌雄飞蝗交配的行为与成虫期咽側体激素存在与否，在交配初期并无显著影响。不仅如此，去咽側体雄蝗与正常雌蝗交配后，可产出两性的后代，作者（1956）已經証明強迫孤雌生殖的雌蝗产卵后，孵出的子代全为雌蝻，由此

看来，成虫期咽側体激素对精子的生成无特殊的影响。但蛹期咽側体激素对雄蝗精子生成有无影响,尚待証实。同样，Favrelle (1943) (Scharrer, 1948 引用)与 Scharrer(1946)分别在土蝗 *Bacillus*、蜚蠊 *Leucophaea* 証明去咽側体雄虫与雌虫交配后皆可产生受精卵。但有数点引人注意的,即去咽側体雄蝗年龄老大时交配次数較正常的少;另外去咽側体雄蝗交配后所产后代性比不如正常的性比接近 1:1，而显出雌多雄少。似乎表明其所产出的精子較少，或受精作用不够正常。或者咽側体控制雄蝗外激素的产出，摘除咽側体后雄蝗外激素分泌减低，从而影响雌蝗卵巢的发育与成熟。这方面还值得深入研究。

摘除咽側体的雌蝗,交配、体重增长、生活习性等各方面，虽与正常雌蝗幷无区别，但卵巢发育始終停留在幼期状态，即卵黄不能沉积，卵巢內第一卵母細胞保持在 1 毫米左右；幷有退化的卵母細胞出現。这些事实均表明雌蝗卵巢发育成熟完全受咽側体激素的控制。咽側体激素在同一种內对两性生殖腺的发育影响表現幷不一致，可能与生殖腺发育成熟速度在两性中幷非相同有关。这种現象在其它昆虫也有記录 (Day, 1943; Pfeiffer, 1945; Scharrer, 1946; Thomsen, 1942; Wigglesworth, 1936)。

摘除东亚飞蝗成虫咽側体后,不論雌雄,其性附腺均保留在幼期不发育状态。这証明了咽側体激素是影响性附腺的发育的。作者在东亚飞蝗去势的試驗中，証明咽側体激素是直接作用于性附腺，幷非由生殖腺传递其作用。咽側体激素对性附腺的影响在其它昆虫結果頗不一致，例如在吸血蝽蟓中咽側体摘除后，雌雄性附腺发育均遭受一定阻碍 (Wigglesworth 1936)；但在蜚蠊 *Leucophaea* 中,咽側体摘去后，只对雌性附腺发育有作用,对雄性附腺幷无影响 (Scharrer, 1946)。

2. 咽側体激素是否直接作用于卵巢,抑由其它器官作为“媒介者”，尚在未肯定之中。不过应該肯定这是一个較为复杂的过程，而是由一系列的鏈鎖作用組成。但在这一反应鏈鎖中有一两个重要环节是值得注意的,即脂肪体所起的作用。

飞蝗的脂肪体呈网状散布于身体各处,在生殖期間卵巢附近更是集中,当卵巢发育成熟时,脂肪体逐漸瘦小,如按照人为分类級数(Bodenstein, 1953; Pfeiffer, 1945 等)当在 ++ 左右。但在摘除咽側体后,脂肪体只見增长、肥厚，幷无瘦薄情况发生。解剖生活后期去咽側体雌蝗,脂肪体更明显过分增大,超过任何正常雌蝗的脂肪体,分类級数可达+++++以上。飞蝗脂肪体为儲藏营养物質的器官,由去咽側体情况看来,咽側体激素似乎能激动脂肪体內物質以供卵巢发育之用。缺乏咽側体激素时,脂肪体只有接受、儲存物質，而不能輸出。

五、結　　論

摘除东亚飞蝗羽化后成虫的咽側体,观察了近二百个手术成功雌雄蝗虫后,得到一些結果。

1. 在飞蝗性成熟羽化后交配、产卵活动期間，咽側体表現出相应的变化活动，在雄蝗中咽側体活动似呈直綫上升趋势,而在雌蝗体中,似呈現周期性变化活动。

2. 雌雄蝗虫成虫期被摘除咽側体后,对初期交配活动幷无影响,但在去咽側体雄蝗后期交配活动减少。

3. 摘除雄蝗成虫咽側体后，对早期精子生成无显明影响。正常雌蝗与去咽側体雄蝗交配后，其产卵前期、产卵間隔、产卵块数均无显著影响，但孵出幼蝻性比，雌性多于雄性，与正常性比稍异。另外，雄性附腺的发育也遭受一定的抑制。

4. 摘除雌蝗咽側体后，卵巢卽停止发育，第一卵母細胞（末端卵母細胞）始終在1毫米左右的长度；卵黄不能沉积，輸卵管壁細胞及胶囊腺細胞均无分泌活动。脂肪体过分肥厚增大，雌性附腺发育也受到抑制。但去咽側体雌蝗体重仍逐漸增长。

5. 将成虫咽側体植入人工強迫孤雌生殖的雌蝗体內，可縮短其产卵前期；如植入正常交配雌蝗体內，可增加产卵量。雌雄蝗虫的咽側体均有此作用。

6. 摘除部分咽側体对雌蝗卵巢发育无决定性作用，只是影响卵成熟速度，这可能与激素量有关。割断咽側体神經（或摘出咽側体，后又植入）对卵巢发育无影响。

7. 咽側体激素是控制卵巢发育成熟及两性附腺成长的內在重要因子之一。脂肪体組織在激素影响生殖腺发育过程中似有特殊重要的地位。

参 考 文 献

刘玉素、卢宝廉 1959 东亚飞蝗生殖系统的解剖和组织构造。昆虫学报 **9**(1):1—20。

罗祖玉、郭郛 1962 东亚飞蝗生殖的研究：抱持动作在生理上的效应。昆虫学报 **11**(3):217—22。

郭郛 1956 东亚飞蝗 (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) 的生殖。昆虫学报 **6**(2):145—68。

郭郛 1957 咽侧体对东亚飞蝗生殖的作用。科学通报 **1957**(1):18。

郭郛 1958 东亚飞蝗生殖期及去势情况下咽侧体的比较观察。昆虫学报 **8**(4):355—60。

郭郛 1959 东亚飞蝗生殖的研究：去势和交尾在生理上的效应。昆虫学报 **9**(5):464—76。

郭郛 1959 东亚飞蝗成虫生殖腺的相互移植。科学记录 3:457—60。

郭郛、夏邦颖 1964 雄蝗分泌出促进雌蝗卵巢成熟的物质。科学通报 **1964**(1):66—7。

Шванвич, Б. Н. 1949 Курс обшей энтомологии. (方三阳译)

Ahrens, W. 1935 Die Entwicklung des 'Corpus luteum' bei den Insekten. Nach Untersuchungen an *Termes redemanni*. *Z. Mikr.-anat. Forsch.* **37**:467—500. (未见原著)

Bodenstein, D. 1953 The role of hormone in moulting and metamorphosis. *Insect Physiology* (K. D. Roeder 編):879—931。

Chauvin, R. 1949 Physiologie de L'Insecte. (忻介六译)

Day, M. F. 1943 The function of the corpus allatum in muscoid Diptera. *Biol. Bull.* **84**:127—40.

De Lerma, B. 1951 Ricerche istochimiche sui "corpi lutei" di Ortotteri con l'applicazione del test di Schultz per le sostanze colesteroliche. *Boll. Zool. Torino*, **18**:5—6. (未见原著)

Engelmann, F. 1960 Mechanisms controlling reproduction in two viviparous cockroaches. *Ann. New York Acad. Sci.* **89**:516—36.

Engelmann, F. 1962 Further experiments on the regulation of the sexual cycle in females of *Leucophaea medarae* (Blattaria). *Gen. Comp. Endocrinol.* **2**:183—92.

Highnam, K. C. 1961 The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. Micr. Sci.* **102**:27—38.

Highnam, K. C. 1962 Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. Micr. Sci.* **103**:57—72.

Highnam, K. C. & O. Lŭsis 1962 The influence of mature males on the neurosecretory control of ovarian development in the desert locust. *Quart. J. Micr. Sci.* **103**:73—83.

Highnam, K. C., Lŭsis, O. and Hill, L. 1963 The role of the corpora allata during oöcyte growth in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Ins. Physiol.* **9**:587—96.

Loher, W. 1960 The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. *Proc. Roy. Soc.* B. **153**:380—97.

Loher, W. 1961 Die Beschleunigung der Reife durch ein Pheromon des Mänschens der Wüstenheuschrecke und die Funktion der Corpora allata. *Naturwiss.* **48**:657—61.

Lŭsis, O. 1963 The histology and histochemistry of development and resorption in the terminal oöcytes of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. Micr. Sci.* **104**:57—68.

Pfeiffer, I. W. 1939 Experimental study of the function of the corpora allata in the grasshopper *Melanoplus*. *J. exp. Zool.* 82:439—61.

Pfeiffer I. W. 1945 Effect on the corpora allata on the metabolism of adult female grasshopper. *J. exp. Zool.* **99**:183—233.

Phipps, J. 1949 The structure and maturation of the ovaries in British Acrididae (Orthopt.) *Trans. Ent. Soc. London,* **100**:233—47.

Phipps, J. 1950 The maturation of the ovaries and relation between weight and maturity in *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.). *Bull. Ent. Res.* London, **40**:539—57.

Roonwal, M. L. 1945 Presence of reddish pigment in eggs and ovaries of the desert locust and its probable phase significance. *Nature,* **156**:19.

Scharrer, B. 1946 The relationship between corpora allata and reproductive organs in adult *Leucophaea maderae* (Orthoptera). *Endocrinol.* **38**:46—55.

Scharrer, B. and M. von Harnack 1958 Histophysiological studies on the corpus allatum of *Leucophaea maderae* I. Normal life cycle in male and female adults. *Biol. Bull.* **155**:508—20.

Singh, T. 1958 Ovulation and corpus luteum formation in *Locusta migratoria migratorioides* (Reiche and Fairmaire) and *Schistocerca gregaria* (Forskål). *Trans. R. Ent. Soc. London* **110**:1—20.

Snodgrass, R. 1935 The Principles of Insect Morphology. New York.

Thomsen, E. 1942 An experimental and anatomical study of the corpus allatum in the blowfly *Calliphora erythrocephala* Meig. *Vidensk. Medd. Dansk Naturn. Foren Kbh.* **106**:319—405.

Thomsen, E. 1952 Functional significance of the neurosecretory brain cells and the corpus cardiacum in the female blowfly *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. exp. Biol.* **29**:137—72.

Wigglesworth, V. B. 1936 The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. Micr. Sci.* 79:91—121.

Wigglesworth, V. B. 1950 The Principles of Insect Physiology. London.

Wigglesworth, V. B. 1954 The Physiology of Insect Metamorphosis. Cambridge University Press.

STUDIES ON THE REPRODUCTION OF THE ORIENTAL MIGRATORY LOCUST: THE ROLE OF THE CORPORA ALLATA

Quo Fu
(*Institute of Zoology, Academia Sinica*)

In the previous studies we found that the pre-copulation period and the pre-oviposition period of the male and the female oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* Meyen, were about 7 to 15 days after emergence in normal condition. If the females were isolated in artificial parthenogenetic state, the pre-oviposition period was greatly prolonged to about 40—60 days in average after emergence. From these experiments, we observed that the increase of the volume of corpora allata and the diameter of their nuclei and the amount of cytoplasm in histological sections from female sources were correlated with the increase of the fresh weight and the length of the leading oöcytes in the ovary (Fig. 2). When the corpora allata of adults were extirpated 1—2 days after emergence, the allatectomized males were still able to copulate with the normal females when sexually mature. However, the copulation rate of the old allatectomized males were lower than that of the normal males of the same age. The spermatozoa of the allatectomized males were still able to fertilize the eggs of the mature females. The oöcytes of the allatectomized females remained in undeveloped condition and they did not lay any eggs throughout their lives, although the allatectomized females could be forced to copulate with the normal mature males. The length of the leading oöcytes retained their original level (Fig. 5, 8).

When the corpora allata were implanted into the allatectomized females, those operated females could restore their potential for ovary growth and development. If the corpora allata were partially extirpated, the pre-oviposition period of these operated females was prolonged for a considerable time. The normal females could lay more eggs, and the parthenogenetic females shortened the pre-oviposition periods, when they were implanted with extra corpora allata from the males and the females.

In discussion we suggest that the egg-ripening is controlled by the corpora allata hormone and their action is mediated through the fat body.